УДК 591.471.35/37:598.2

**И. А. Богданович**

# ОТНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ АЛЛОМЕТРИЯ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ (НА ПРИМЕРЕ ДОМАШНЕЙ УТКИ)

**Онтогенетична аллометрія скелету кінцівок птахів (на прикладі качки домашньої). Богданович І. О.** — У вивчених ембріонів качки домашньої віком від 15 діб до вилуплення всі скелетні елементи кінцівок, а також кінцівки (грудна і тазова) в цілому характеризуються від'ємною аллометрією, тобто ростуть повільніше, ніж маса тіла. Серед кісток тазової кінцівки відносно найбільшу швидкість росту має гомілка, серед кісток грудної — плече. Наявність відносно довгої цівки та широкого тазу на час вилуплення (в порівнянні з дорослою формою) вказує на формування окремих адаптивних рис (в даному випадку скелету) на протязі постнатального онтогенезу.
К л ю ч о в і   с л о в а: аллометрія, елементи скелету, качка домашня.

**Onthogenetic Allometry of Bird Limbs Skeleton (as examplified by the domestic duck). Bogdanovych I. A.** — All skeletal elementa as well as limbs (thoracic and pelvic) of the studied embryos of the domestic duck from 15 days to hatching out are characterized, as a whole, by negative allometry, i.e. their growth is slower than the body weight. Tibia grows most quickly among the pelvic limb bones, and the shoulder — among thoracic ones. Availability of rether long tarsomatotarsus and wide pelvis for the time of hatching out (as compared to adult form) indicates to formation of certain adaptive features (skeleton in a given case) during postnatal ontogeny.
K e y   w o r d s: allometry, skeleton elements, domestic duck.

Одним из путей изучения многогранной и всегда актуальной проблемы роста и развития в целом является в частности исследование аллометрии (относительного роста). Первое обоснование данного метода представлено в работе Дж. Гексли (Huxley, 1932), отметившего наличие достаточно строгой степенной зависимости между размерами отдельного органа или части тела ($y$) и организма в целом ($x$): $y = ax^b$:

В отличие от млекопитающих, птицы довольно редко служили объектом подобных исследований (Kramer, 1959; Maloiy et al., 1979; Kirkwood et al., 1980; Бурко, 1989). Данных по аллометрии скелета птиц в эмбриональный период нами не обнаружено.

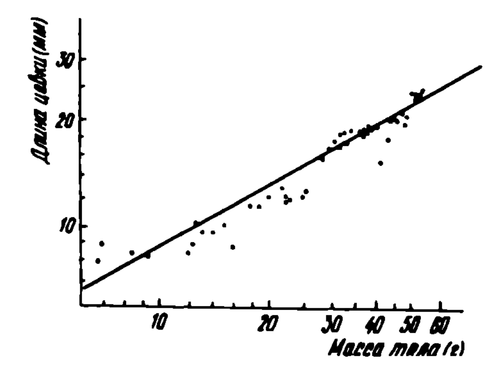
Частной задачей нашего исследования стало изучение относительного роста скелетных элементов конечностей птиц на примере домашней утки (*Anas plathyrynchos* var. dom.).

Для терминологического уточнения отметим, что, согласно системе подразделений термина "аллометрия", разработанной и уточненной в работах М. Рерса (Rohrs, 1959, 1961) и Ст. Гулда (Gould, 1966), "...отогенетическая аллометрия прослеживается в ходе онтогенеза особи или устанавливается в результате анализа ряда разновозрастных особей одного вида" (Мина, Клевезаль, 1976, с. 103). Для исследованного нами материала справедлива вторая часть приведенного определения.

Мы признательны Н. П. Бордзиловской, собравшей ценный серийный материал по эмбрионам уток пекинской породы, которые отбирались из инкубатора посуточно. Согласно принятой классификации разных "классов" данных, использующихся для аллометрического анализа, полученные нами данные имеют достаточно высокую ценность благодаря принадлежности изученных особей (эмбрионов) к физиологически однородной группе и четкой фиксации возраста. Каждая возрастная группа представлена 4–7 экз., всего изучено более 50 эмбрионов.

Методика и методология исследования аллометрии наиболее полно изложены в монографии М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976), основными положениями которой мы руководствовались. В качестве генерального параметра нами взята масса тела эмбриона. Основные параметры, включенные в приведенную выше формулу аллометрии, и коэффициент корреляции вычислены по стандартной программе.

Охваченный нами период развития (с 15 сут до вылупления) принадлежит ко второй фазе эмбрионального роста, в течение которой, согласно Дж. Гексли (Huxley, 1932), изменения формы ограничиваются количественными изменениями пропорций дефинитивного плана строения, что собственно и описывает уравнение простой аллометрии. Первая фаза — преимущественно гистологическая дифференцировка. Подтверждение этому находим в работе Н. П. Бордзиловской (1955), отметившей, что у уток лишь к 10 сут завершается отчетливое разделение конечностей на отделы.




Аллометрическая зависимость длины цевки от массы тела

Allometrical dependence of tarsometatarsus on the body weight

**Таблица 1. Коэффициент корреляции (r) и параметры аллометрической зависимости ($y = ax^b$) скелетных элементов конечностей утки от массы тела в эмбриональный период**

**Tabl 1. Correlation coefficient (r) and parameters of allometric dependence ($y+ax^b$) of skeletal elements of the duck limbs on the body weight in embryonal period**

| y<br>n = 51 | r | a | b + Sb |
|---|---|---|---|
| Длина тазовой конечности | 0,977 | 7,30 | 0,61±0,019 |
| Длина бедра | 0,957 | 2,17 | 0,57± 0,025 |
| Длина голени | 0,977 | 2,98 | 0,65± 0,020 |
| Длина цевки | 0,950 | 2,23 | 0,59± 0,019 |
| Длина грудной конечности | 0,965 | 1,06 | 0,34± 0,013 |
| Длина плечевой кости | 0,947 | 4,14 | 0,37± 0,018 |
| Длина предплечья | 0,960 | 4,74 | 0,28± 0,012 |
| Длина кисти | 0,943 | 4,46 | 0,35± 0,018 |

**Таблица 2. Относительная длина элементов конечностей (% от длины конечности) и ширина таза (% от длины таза) в дефинитивном состоянии (1) и при вылуплении (2)**

**Tabl 2. Relative length of limbs elements (% of the limb length) and pelvis width (% of pelvis length) in definitive state (1) and under hatching (2)**

| Индекс | 1 | 2 |
|---|---|---|
| Длина бедра | 27,81 | 24,03 |
| Длина голени | 49,01 | 46,55 |
| Длина цевки | 23,18 | 29,38 |
| Длина плеча | 40,98 | 37,23 |
| Длина предплечья | 34,80 | 27,94 |
| Длина кисти | 24,22 | 34,83 |
| Дорсальная ширина таза | 50,31 | 53,30 |
| Вентральая ширина таза | 58,42 | 63,27 |

В качестве иллюстрации нами представлен график аллометрии цевки, построенный в логарифмическом масштабе (рисунок). Для других изученных элементов данные представлены в таблице 1. Как видно из таблицы, все исследованные скелетные элементы, как и конечности (грудная и тазовая) в целом, характеризуются отрицательной аллометрией (b < 1), т.е. растут медленнее, чем масса тела. При этом в каждом случае отмечена высокая степень коррелятивной связи между массой тела и длиной элемента (табл. 1).

В пределах тазовой конечности наибольшей относительной скоростью роста обладает голень, в пределах грудной — плечо (табл. 1). При этом сохраняется известная в общем для эмбрионального периода закономерность более быстрого роста тазовой конечности по сравнению с грудной, что является иллюстрацией разделения на "функционально обусловленный" (тазовая конечность) и "подготовительный" (грудная) рост.

Интересно упомянуть здесь данные, свидетельствующие об отсутствии корреляции между скоростью роста цевки и массой тела птиц (Kirkwood et al., 1988). В этом случае речь идет о межвидовой аллометрии (Мина, Клевезаль, 1976). Очевидно, столь разные выводы поясняются тем, что условия эмбрионального развития (роста) элементов являются более стабильными по отношению к внешним факторам, тогда как формирование пропорций дефинитивных во многом функционально детерминировано именно этими факторами.

Установлено, что скорость роста зависит от типа развития птиц ("выводковые" — "птенцовые") и дефинитивных пропорций (относительно коротконогие, длинноногие) (Ricklefs, 1968 a, 1973). В частности скорость роста цевки у выводковых и коротконогих (к ним принадлежат представители рода Anas) меньше, чем у других птиц (Kirckwood et al., 1988). Тем не менее к моменту рождения цевка изученных нами уток оказывается относительно длиннее, чем у взрослых особей (табл. 2). Несомненно, что относительное укорочение цевки и относительное сужение таза (табл. 2) от рождения ко взрослому состоянию входят в комплекс приспособительных морфозов, обеспечивающих в частности эффективное передвижение птиц в воде.

Определенный нами показатель скорости роста скелетных элементов (экспонента b) существенно выше, чем указанные в литературе для постанального периода. Так, данный показатель для цевки (в среднем для изученных авторами птиц) составляет 0,36 (Kirkwood et al., 1988); у 7 видов бегающих (относительно длинноногих) птиц — 0,49 для цевки, 0,43 для голени и 0,28 для бедра (Maloiy et al., 1979). Скорость роста указанных элементов (по отношению к массе тела) даже у относительно "коротконогих" изученных нами уток оказывается значительно больше в эмбриональном периоде, чем у относительно "длинноногих" в постанальном периоде.

*Бордзиловская Н. П.* Эмбриональное развитие уток // Тр. ин-та зоол. АН УССР. — 1955. — **12**. — С. 3–36.
*Бурко Л. Д.* Аллометрия трубчатых костей птиц // Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2: Хим. Биол. Геогр. — 1989. — N 1. — С. 49–52.
*Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. — М.: Наука, 1976. — 291 с.
Gould St. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biol. Rev. — 1966. — **41**, N 4. — P. 587–640.
*Huxley J.* Problems of relative growth. — London, 1932. 276 p.
*Kirkwood J. K., Duignan P. J., Kember N. F., Bennet P. M., Price D. J.* The growth rate of the tarsometatarsus bone in birds // J. Zool. Lond. — 1982. — **217**. — P. 403–416.
*Kramer G.* Die funktionelle Beurteilung vor Vorgangen relativen Wachstums // Zool. Anz. — 1959. — **162**, N 7–8. — S. 242–255.
*Maloiy G. M. O., Alexander R. Mc.N., Njau P., Jayes A. S.* Allometry of the legs of running birds // J. Zool. 1979. — **187**, N 2. — P. 161–167.
*Ricklefs R. E.* Patterns of growth in birds // Ibid. — 1968a. — 110. — P. 419–451.
*Ricklefs R. E.* Patterns of growth in birds. 2. Growth and rate and mode of development // Ibid. — 1973. — N 115. P. 177–201.
*Rohrs M.* Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung // Z. Wiss. Zool. — 1959. — 162, N 1. — S. 1–95.
*Rohrs M.* Alloetrieforschung und biologische Formanalyze // Z. Morphol. Anthropol. — 1961. — **51**. — S. 289–321.

Институт зоологии НАН Украины
Получено 19.10.95
(252601 Киев)

УДК 595.789

**С. К. Корб**

# НОВЫЙ ПОДВИД OENEIS EXCUBITOR (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE) ИЗ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ (РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ)

*Oeneis excubitor* Troubridge, Philip, Scott et Shepard (1982: 881–885, figs. 1–9), описанный недавно из Северной Америки; типовое местонахождение: "Yukon: Mt. Chambers, Ogilvie Mts., hilltop 4 km E., 1400 m", для территории России не указывался. Авторы предполагали, что *O. excubitor* может быть конспецифичным с *O. alpina* Kurentzov (Куренцов, 1970: 50, 74, рис. 42, 2, 44, 1); типовое местонахождение: "...в гольцах Омсукчанского хребта (восточные отроги Колымского хребта)" (Куренцов, 1970:74; Азарова, 1986:124; Лухтанов, 1989:31). В. А. Лухтанов (1989: 31–32) подтвердил видовую самостоятельность *O. excubitor*; косвенным доказательством видовой самостоятельности последнего служит также то, что в Северной Америке (Аляска) *O. excubitor* и *O. alpina* встречаются в одно и то же время синтопически (D. V. Holmquist, письменное сообщение).

В 1992 г. автор получил от В. В. Багликова сборы дневных бабочек из района пос. Палатка и пос. Карамкен Магаданской обл., в которых оказалось несколько экземпляров *O. excubitor*. Автором были просмотрены значительные материалы по *Oeneis* группы *norna* из окрестностей стационара "Абориген" Тенькинского р-на Магаданской обл. (сборы Г. А. Ануфриева, 1987 г.), в которых было обнаружено 2 экз. этого вида (оба хранятся в коллекции Ю. Б. Косарева (Н. Новгород). Кроме того, в сборах В. В. Багликова было обнаружено 12 ♂ и 1 ♀ этого вида; еще 2 ♂ *O. excubitor* В. В. Багликов передал Ю. Б. Косареву. Изучение этих экземпляров, а также изображений, сопровождающих описание вида, позволило заключить, что на территории Палеарктики вид представлен отличным от номинативного подвидом, обладающим значительно меньшим размахом изменчивости в размерах и крыловом рисунке. Новый подвид распространен на значительном удалении от основного ареала вида, описывается ниже.

Автор признателен В. В. Багликову, Ю. Б. Косареву, Г. А. Ануфриеву (Нижегородский университет) и D. V. Holmquist за предоставление материалов; за ценную информацию и разъяснение некоторых вопросов систематики *Oeneis* автор благодарен В. А. Лухтанову (С.-Петербургский университет) и J. T. Troubridge (Agriculture Canada, Vancouver).